AMAZONIANA	VI	3	329 – 345	Kiel, Juli 1978

Die biotische Diversität als Faktor der Systemanalyse

von

Peter Nagel und Alois Schäfer

1. Deutung des Begriffs "Diversität"

Die Gesamtheit der Biota läßt sich, ausgehend von einem vierdimensionalen Raum, in einzelne Systemgefüge einteilen, die bestimmten Gesetzen unterworfen sind. Diese einzelnen Systeme, die wir als Ökosysteme bezeichnen und damit gleichzeitig ihre wechselseitigen, ebenfalls mathematisch-physikalischen Gesetzen unterworfenen Beziehungen zur Gesamtheit der abiotischen Natur charakterisieren, können in letzter Konsequenz nur kybernetisch begriffen werden, d.h. als räumliche und zeitliche Durchgangsmatrices oder Kanäle für den Informationsfluß, der im Bereich des Systems permanenten Kontrollen, d.h. Feedback- oder Rückkopplungsprozessen unterworfen ist. So gesehen, muß ein Ökosystem als Kommunikationskanal bezeichnet werden, der Information in die Zukunft projiziert (MARGALEF 1975).

Ein Ökosystem ist jedoch kein theoretisches Gebilde, sondern eine reale Einheit. Seine Gesamtheit ist gekennzeichnet durch systemspezifische, charakteristische energetische Vorgänge, die über die Strukturelemente ablaufen. Diese Strukturelemente, die letztlich nichts anderes als taxonomische Einheiten im weitesten Sinn sind, stellen die einzigen realen Ansatzpunkte für jede ökologische Untersuchung dar. Taxonomische Einheiten können dabei je nach Organisationsstufe des betreffenden Ökosystems systematische Einheiten (Genera, Spezies etc.), Biozönosen, Populationen einzelner Arten, Ökotypen, Verbreitungstypen, ethologische Typen etc. sein. Letztlich lassen sich jedoch alle diese Einheiten auf ein Grundelement, das Individuum, zurückführen (vgl. STUGREN 1974). Um die Gleichartigkeit oder Unterschiedlichkeit von Individuen jedoch zu kennzeichnen, bedarf es eines Ordnungsfaktors, der im einfachsten Fall die systematische Einheit Spezies (eventuell auch Sub-, Semi- oder Superspezies, manchmal auch, z.B. bei staatenbildenden Insekten, die Kaste oder manchmal auch nur das Geschlecht) ist. Wir haben in diesem einfachsten Fall also eine primäre Einheit, das Individuum, das einer übergeordneten Einheit, der Spezies, zugeordnet werden kann. Die Struktur dieser Zuordnung der Gesamtheit der Individuen des zu betrachtenden Systems zu den übergeordneten Einheiten, den Arten, ist nun nichts anderes als die Arten-Diversität oder Artenvielfalt. Sie kann von einem Minimalwert, wenn alle im System vorhandenen Individuen einer einzigen Art angehören, bis zu einem Maximalwert, wenn jedes Individuum einer anderen Art angehört, variieren (vgl. NAGEL 1976c).

Der hier gebrauchte Ausdruck "Diversität" oder "Vielfalt" hat somit nichts zu tun mit dem oft synonym gebrauchten Ausdruck für Artenreichtum oder Artenmannigfaltigkeit, d.h. der Artenzahl.

Die Arten-Diversität ist nun schon selbst ein Maß für die Weite des Informationskanals, also des Ökosystems, da eine Anzahl unterschiedlicher Individuen eine weit größere Menge von Information aufnehmen, verarbeiten und abgeben kann als dieselbe Anzahl gleichförmiger Individuen. Für das Ökosystem selbst bedeutet höhere Diversität allgemein z.B. längere Nahrungsketten bzw. vielfältigere Nahrungsverflechtungen, d.h. es ist eine größere Möglichkeit für Rückkopplungsprozesse gegeben, was sich wiederum positiv auf die Eigenstabilität des Systems auswirkt.

2. Abhängigkeit der Diversität

Der Begriff "Diversität" ist damit per definitionem anwendbar auf jedes abstrakte oder konkrete System, das in einzelne Elemente und diese in Untereinheiten zu zerlegen ist, d.h. jedes "set/subset"-System weist eine spezifische Diversität seiner Elemente auf (vgl. PIELOU 1969). Aus diesem Grund ist es auch notwendig, die angesprochene Diversität zu charakterisieren, also z.B. von Arten-Diversität, Verbreitungstypen-Diversität, Ökotypen-Diversität, Diversität des Lebensraumes etc. zu sprechen.

Als bestes Beispiel zur kurzen Diskussion der Abhängigkeit der Diversität von den unterschiedlichsten Faktoren dürften sich die Biozönosen eignen. Jeder Einstieg in eine Biozönosenuntersuchung muß nämlich berücksichtigen, daß diese bis zu ihrem Klimaxzustand bestimmte Sukzessionsstadien durchlaufen. Dabei muß ein späteres Sukzessionsstadium nicht immer eine höhere Besiedlungsdichte und auch keine ausgeglichenere Populationsstruktur aufweisen als ein vorhergehendes jüngeres (vgl. WHITTAKER 1953, PIELOU 1966, MARGALEF 1975). Zwar konnte gezeigt werden, daß die Baumarten-Diversität in verschiedenen Wäldern Nordfloridas von niederen Sukzessionsstadien bis zu Klimaxgesellschaften steigt, daß letztere also die höchste Diversität besitzen (MONK 1967, vgl. auch BARNES 1953, REINERS, WORLEY & LAWRENCE 1971), doch gibt es durchaus die Möglichkeit, daß die Diversität sinkt, wenn eine Sukzession sehr schnell abläuft (vgl. GHILAROV 1961, HUHTA 1971). Beispielsweise wird die plötzliche Möglichkeit erhöhter Produktion bei Pflanzen negative Auswirkungen auf die Diversität der Konsumenten nach sich ziehen, da diese einige Zeit in ihrer Entwicklung zurückbleiben, da sie nicht so schnell auf den Wechsel reagieren können, d.h. kurze Zeit werden weniger Konsumenten vorhanden sein als eigentlich potentiell existieren könnten. Aus diesem Grund wird die Diversität des Ökosystems schnell absinken, um erst wieder nach Einpendeln der Verhältnisse maximale Werte unter konstanten Umweltbedingungen zu erreichen (MARGALEF 1975). Eine weitere Möglichkeit ist eine im Verlauf der Sukzession zunehmende Diversität, da dann die Komplexität der Struktur (z.B. der Arten) sich schneller vergrößert als die inneren Beziehungen der Gemeinschaft (z.B. ausgeglichene Nahrungsverflechtungen), wobei aber in späteren Stadien sich die Diversität verringert, da dann letzteres überwiegt (MARGALEF 1958). Diese Aussage wird verständlich, wenn man Information als nach außen gerichtete "Botschaft" oder "Mitteilung" auffaßt, da in diesem Sinn z.B. ausgeglichene Nahrungsverflechtungen ihre gesamte aufgebaute oder aufzubauende Information in die Gemeinschaft abgeben. Für den Bearbeiter ist also nur die äußere strukturelle, d.h. die phänomenologische Diversität einer Biozönose abgreifbar.

Bei Untersuchungen auf hochalpinem Neuland konnte festgestellt werden, daß Standorte größerer Feuchtigkeit in der Umbildung der Standortsfaktoren zunächst gleichaltrigen sehr stark vorauseilten, so daß sich viel größere Individuendichte und größere Artenzahl ergab, was sich jedoch in späteren Stadien wieder umkehrte (JANETSCHEK 1949). Auch bei Kippen-Sukzessionsuntersuchungen, z.B. von DUNGER (1968) und NEUMANN (1971), ergaben sich bei Carabiden Stadien mit Schein-Klimaxcharakter, so daß also auch hier die Mannigfaltigkeit und die Populationsstruktur nicht unbedingt kontinuierlich die Annäherung an einen optimalen Zustand wiedergeben. Das "Reifen" eines Ökosystems, also der Sukzessionsablauf zum Klimaxstadium, ist hauptsächlich gekennzeichnet durch größer werdende Komplexität der Struktur und geringer werdenden Energiefluß pro Einheit Biomasse (MARGALEF 1963). Voraussetzung ist allerdings, daß die abiotische Umwelt stabil bleibt. Die zukünftige Entwicklung reiferer Ökosysteme ist mehr von den im System vorhandenen Strukturen abhängig als von außen einwirkenden Faktoren. Zukünftige Stadien unreiferer Ökosysteme werden dagegen stark von "external inputs", also von Veränderungen der abiotischen Umwelt bzw. von außerhalb des Systems liegenden Faktoren beeinflußt (MARGALEF 1963). Unter diesem Gesichtspunkt erscheint es angebracht, den Sukzessionsablauf auf seinen informationstheoretischen Gehalt zu prüfen.

Jedes System, das aus reproduzierenden und voneinander abhängigen Organismen besteht, muß versuchen, eine Gemeinschaft zu entwickeln, in der die Produktion von Entropie pro Einheit bewahrter und übermittelter Information auf einem Minimum ist. Der Sukzessionsprozeß ist vergleichbar einem Prozeß der Informationsanhäufung. Am Ende einer Sukzession steht ein System, für das die Umwelt als die Quelle neuer Information, auf die das System zu reagieren hat, weniger wichtig ist als zu Beginn der Sukzession - worauf schon hingewiesen wurde. Man kann also sagen, daß das Ökosystem die Umweltveränderungen "erlernt" hat, bevor diese eintreten und daher darauf vorbereitet ist. Es ist eine generelle Eigenschaft vieler Systeme, erworbene Information anschließend dazu zu benutzen, einen weiteren Zufluß von Information zu verhindern. Dieses Paradoxon beinhaltet, daß die Zönose versucht, Information zu erwerben - und auch tatsächlich Information von der Umwelt erwirbt - nur um die so angehäufte Information zu einem Abblocken jeder weiteren Angleichung der Information zu benutzen. Dieser Vorgang wird Sukzession genannt. Oft ist der Ablauf einer Sukzession positiv mit zunehmender Diversität korreliert, doch wächst - wie schon gezeigt - auch manchmal die Diversität bis zu einem gewissen Wert und fällt dann gegen Ende der Sukzession wieder ab. Diese Problematik gilt es also bei Verwendung der Diversität zur Erkennung von Sukzessionsstadien zu berücksichtigen (vgl. MARGALEF 1975).

Ein weiterer Punkt ist der Zusammenhang zwischen Diversität und Stabilität. Zwar läßt sich wohl in den meisten Fällen ASHBY's (1956) Gesetz der "erforderlichen Vielfalt" (requisite variety) auch auf Ökosysteme übertragen, doch muß nicht unbedingt höhere Diversität mit höherer Stabilität verbunden sein (vgl. DUNGER 1968, HAIRSTON et al. 1968, HILL 1972, ELLENBERG 1973, MÜLLER et al. 1975). LEIGH (1965) versuchte theoretisch-mathematisch zu begründen, daß die Stabilität einer Lebensgemeinschaft bei stärkerer Verzahnung der Nahrungsverflechtungen, d.h. bei Vergrößerung der Komplexität, wächst und daß solch eine stabile Biozönose ihre Stabilität über einen Rückgang der Produktivität oder durch eine Zunahme der Biomasse und, unter geeigneten Bedingungen, auch durch Zunahme der Artenzahl erhöhen kann. Allerdings fehlt hier der Basisbezug, so daß vorläufig diese Axiome Hypothesen bleiben müssen.

RICOU (1967) versuchte die bei ihren Untersuchungen der Insektenfauna von Viehweiden festgestellte Übereinstimmung von hoher Diversität mit hoher Stabilität dadurch zu begründen, daß die Lebensgemeinschaft vornehmlich nicht aus auf bestimmte Wirtspflanzen spezialisierte, also monophagen Arten, sondern aus relativ euryöken Arten besteht. Sie schließt unserer Meinung nach jedoch falsch, da stenöke, also auch monophage Arten zwar keinen Zeigerwert für die zukünftige Vegetationsentwicklung besitzen, doch gerade ihr gehäuftes Auftreten unter gleichzeitigem Zurückdrängen der euryöken Arten die "Natürlichkeit", also die große Stabilität eines Biotops verdeutlichen würde. Hier schließt sich demnach sofort die Frage an, welche abiotischen und/oder biotischen Strukturen den Umfang der Diversität bestimmen.

Nur aus Beobachtung und Erfahrung stellte schon THIENEMANN (1918, 1920) fest, daß vielseitige Lebensbedingungen hohe Artdichte ermöglichen, wobei die einzelne Art in relativ geringer Individuenabundanz auftritt. Einseitige, bzw. extreme Bedingungen führen zu geringer Artdichte bei hoher Individuenabundanz der einzelnen Arten. Umgekehrt konnte auch bewiesen werden, daß je höher die Artenmannigfaltigkeit und je ausgeglichener die Dominanzstruktur sind, desto variabler sind die Lebensbedingungen, desto ausgeglichenere und durchschnittlich optimalere Lebensbedingungen kann man am Standort erwarten. So fand z.B. auch RONDE (1957), daß in den von ihm untersuchten schädlingsdisponierten Waldbeständen die durch menschliche Eingriffe in historischer Zeit umgewandelten Wälder zu einer vergleichsweise weitgehenden Bodenverarmung geführt hat, wodurch besonders die Mikrofauna eine einseitige Individuenanhäufung einzelner Arten und eine Abnahme der Artenzahl zeigte (vgl. FRIEDERICHS 1927, PSCHORN-WALCHER 1952). Ebenso ist z.B. die Carabidenfauna des Ackers relativ artenarm, aber individuenreich als Folge der Homogenisierung durch die Bearbeitung (MÜLLER 1968) und auch der in Monokultur betriebene Weinbau führt zu einem Minimum an Bodenorganismen (BOSSE 1967). Die durch Verkehrsimmissionen belastete Wiesenfauna entlang von Straßen zeigt eine deutliche Diversitätsverminderung (MAURER 1974). Auch Fließgewässer weisen an belasteten Stellen viel niedrigere Diversitätswerte auf als vor und weit hinter den Abwassereinleitern (WILHM & DORRIS 1968, SCHÄFER 1975, vgl. PATTEN 1962). Durch neuere Diversitätsuntersuchungen wird bestätigt, daß eine Zunahme der Mannigfaltigkeit der abiotischen Umwelt eine Zunahme der biotischen Diversität nach sich zieht (vgl. u.a. PIANKA 1966, WHITESIDE & HARMSWORTH 1967, BLONDEL, FERRY & FROCHOT 1973).

3. Indikatorwert der Diversität

Bei Berücksichtigung dieser Überlegungen erscheint es notwendig, zunächst einmal den - im einfachsten Fall nach SHANNON (1948) (vgl. PIELOU 1975, NAGEL 1976c) berechneten - mathematischen Ausdruck Arten-Diversität* auf seine Indikatorqualität zu untersuchen.

Diversitätswerte können bei dem derzeitigen relativ geringen Kenntnisstand nie absolute Indikatoren für Stabilitäts- oder Sukzessionsverhältnisse sein. Sie stellen jedoch in einem

* $H_s = -\sum_{i=1}^{s} \frac{N_i}{N} \log \frac{N_i}{N}$; Arten-Diversität = H_s; Artenzahl = $n=1+2+...+s$; Individuenzahl = $N=N_1+N_2+...+N_s$;

Vergleich von mehreren mit den gleichen Methoden an den gleichen taxonomischen Gruppen erarbeiteten Biozönosen ausgezeichnete objektive relative Indikatoren dar.

Weisen zwei Biozönosen bei etwa gleicher Artenzahl eine stark unterschiedliche Äquität auf (vgl. Abb. 1), bedeutet dies für die Gemeinschaft mit niedrigerer Äquität das starke Vorherrschen einer oder weniger Arten, wodurch, wie schon anhand der THIENEMANN'schen Grundgesetze gezeigt wurde, ein Extremstandort gekennzeichnet ist. Da jedoch natürliche Extremstandorte durchaus hohe Diversität aufweisen, kann damit nur die Instabilität des Biotops charakterisiert sein. Zum Beweis sei hier nur auf Untersuchungen von FRANZ (1936, 1950) verwiesen, der im pannonischen Bereich feststellte, daß ursprüngliches Steppengelände einen wesentlich reicheren Tierbestand aufweist als sekundär entwaldete Kultursteppe. Die aus dieser Instabilität zu erwartende Sukzession kann nur - bei gleichbleibenden Umweltverhältnissen - über eine Abflachung der Dominanzkurve, d.h. nur über Individuenverschiebungen erfolgen.

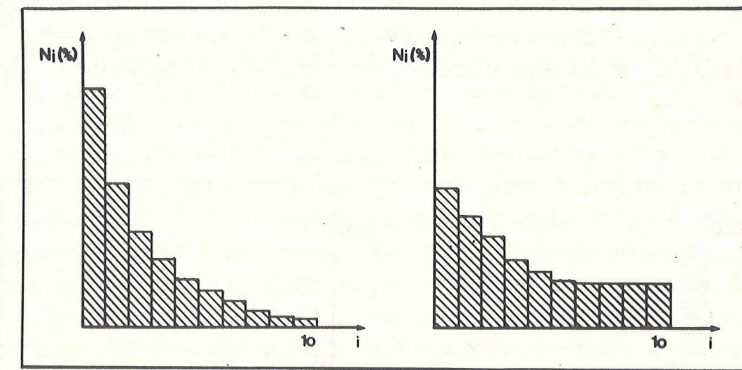


Abb. 1: Dominanzstruktur von zwei Biozönosen mit unterschiedlichen Individuenabundanzen (unterschiedliche Äquität), jedoch gleicher Artenzahl.

Umgekehrt kann bei etwa gleicher Äquität die Artenzahl einen Indikator für die im Verlauf der Sukzession zu erwartenden Änderungen darstellen. Zeigt einer von zwei im gleichen Gebiet liegenden Standorten eine wesentlich geringere Artenzahl bei jedoch ähnlicher Individuenverteilung (vgl. Abb. 2), so ist bei diesem auf eine noch nicht vollständig kompensierte Störung zu schließen. Die Sukzession dieses Standortes - zu einem höheren Diversitätswert - kann nur über eine Erhöhung der Artenzahl erfolgen.

Sind nun sowohl die Äquität als auch die Artenzahl zweier Standorte stark verschieden (vgl. Abb. 3), so läßt sich zwar die relative Stabilität der Zönose an niederen oder hohen Diversitätswerten erkennen, doch fällt dann die Möglichkeit aus, eine zu erwartende Sukzession a priori mit Individuen- oder Artenverschiebungen zu erklären. Da nun - wie schon gezeigt - nicht unbedingt ein Standort mit höherer Diversität einem späteren Sukzessionsstadium zugeordnet werden kann, muß eine Möglichkeit gefunden werden, die Sukzessionsfolge unabhängig vom Diversitätswert zu erkennen. Die Lösung dieses Problems ist in der Indikatorenqualität mancher Arten selbst aufgrund ihrer ökologischen Valenz zu finden. Weiter-

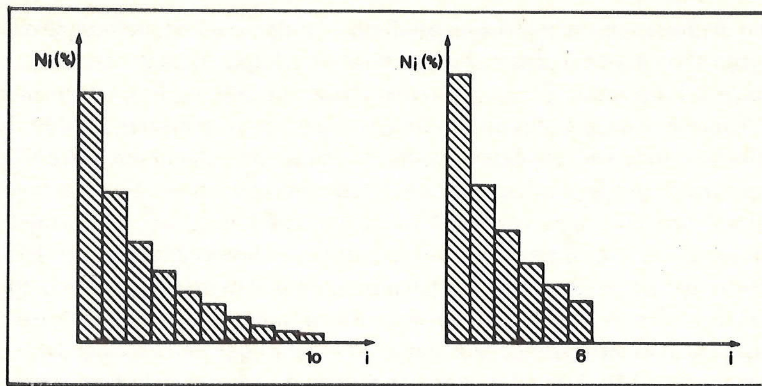


Abb. 2: Dominanzstruktur von zwei Biozönosen vergleichbarer Äquität jedoch mit unterschiedlicher Artenzahl (trotz des steileren Abfalles der Individuenabundanzen der rechten Biozönose ist deren Äquität noch etwas größer als die der linken, da bei den als Modell gewählten niedrigen i-Werten der Diversitätsindex stärker von der Artenzahl als von der Gleichmäßigkeit der Verteilung der Individuen beeinflußt wird).

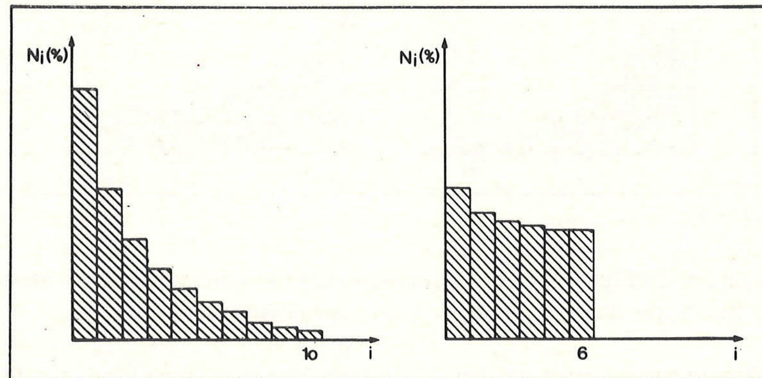


Abb. 3: Dominanzstruktur von zwei Biozönosen mit unterschiedlicher Artenzahl und verschiedener Individuenverteilung (links: $H_s = 1{,}858$; $n = 10$; $J_s = 0{,}807$; rechts: $H_s = 1{,}785$; $n = 6$; $J_s = 0{,}996$).

gehende Aussagen sind jedoch nur möglich, wenn neben der Arten-Diversität und der Berücksichtigung der ökologischen Valenz der Arten weitere Diversitätsindices angewendet werden. Mit diesen beiden Faktoren sind nämlich bei Biozönosenuntersuchungen nur Aussagen über Verschiebungen der Individuenabundanzen und der Artenzahlen möglich. Veränderungen in der Artenzusammensetzung zu erkennen, setzt die Berechnung von Diversitätsindices voraus, die innerhalb des "set/subset"-Systems im Bereich der Untereinheiten Artabundanzen statt Individuenabundanzen berücksichtigen. Diese Bedingung ist z.B. bei der Berechnung von Ökotypen- oder Verbreitungstypen-Diversität erfüllt (vgl. NAGEL 1975, 1976a, 1976b, 1977).

Um die biotische Diversität als Indikator z.B. für den rezenten und zukünftigen Zustand von Biozönosen und damit auch von Biotopen zu verwenden, sind demnach folgende Punkte mindestens notwendig: 1. Möglichst umfangreiches Ausgangsmaterial, um statistischen Auswertungen zu genügen; 2. Objektive Aufnahme- bzw. Sammelmethoden; 3. Exakte qualitative Ordnung des Materials (Determination); 4. Quantitative Ordnung des Materials (bei alleiniger Berechnung der Arten-Diversität also Artenzahl und Individuenabundanz); 5. Berücksichtigung aller bekannten autökologischen Daten (ökologische Valenz der Taxa).

4. Anwendungsbeispiele

a) Die im Folgenden kurz dargestellten Ergebnisse beruhen auf Untersuchungen der epigäischen Coleopteren xerothermer Standorte des Saar-Mosel-Raumes (vgl. NAGEL 1975) (vgl. Abb. 4).

Die brachliegenden ehemaligen Weinbergterrassen an einem Moselsteilhang bei Winningen fallen bezüglich der Ergebnisse in fast jeder Beziehung als Besonderheit auf. Hier konnte keine einzige xerothermophile Coleopterenart gefunden werden, obwohl diese Standorte gegenüber den anderen Untersuchungsgebieten das weitaus wärmste und trockenste Mikroklima aufweisen. Die sehr niedrigen Diversitätswerte liessen sich nach eingehender Analyse eindeutig auf die permanente anthropogene Beeinflussung zurückführen, die in Form von Düngung der umliegenden genutzten Terrassen und durch Hubschrauberspritzungen (hauptsächlich Herbizide und Fungizide, aber auch Insektizide) auch diese Brachflächen voll erfaßt. Die Biozönose wird hierdurch gezwungen, immer wieder neu ein spezifisches, wechselseitiges, stabiles Gefüge mit inneren Bindungen aufzubauen bzw. anzustreben. Hier können induktiv keine zukünftigen Sukzessionsstadien vorhergesagt werden, da sich die ökologischen inputs permanent unregelmäßig ändern, also keine auf die Dauer definierbaren Umweltverhältnisse vorliegen.

Beim Koppenachberg in Nordlothringen sind folgende Sukzessionsstadien erkennbar. Das rezent erste, xerotherme Stadium, ist dadurch gekennzeichnet, daß sich die Zahl der derzeit schon relativ häufigen xerothermophilen Arten sogar noch vergrößern kann und diese relativ lange vorhanden sein werden, daß sie jedoch in Bezug auf die Individuenzahlen seltener werden. Allmählich treten dann weitere Waldindikatoren in den oberen Dominanzklassen auf, die im rezent letzten Stadium schon am stärksten vertreten sind. Hier hat schon eine sehr starke Sukzession weg vom xerothermen Stadium stattgefunden, ohne daß allerdings alle xerothermophilen Elemente verschwunden sind. Der weitere Verlauf geht dann über ein weitgehendes Verschwinden der noch verbliebenen südlichen Elemente, was sich allerdings nur noch im rezedenten und subrezedenten Bereich abspielt. Hier ist also weder das xerothermste noch das am weitesten auf das Endstadium fortgeschrittene Stadium am instabilsten. Um es teleologisch auszudrücken, versucht das System im primären, xerothermen Stadium zunächst, solange es sinnvoll erscheint, die Entropiebildungsrate möglichst gering zu halten, also durch Informationsanhäufung einen stabilen Zustand zu erreichen, gibt dieses Vorhaben aber sofort auf, wenn sich herausstellt, daß die external inputs doch

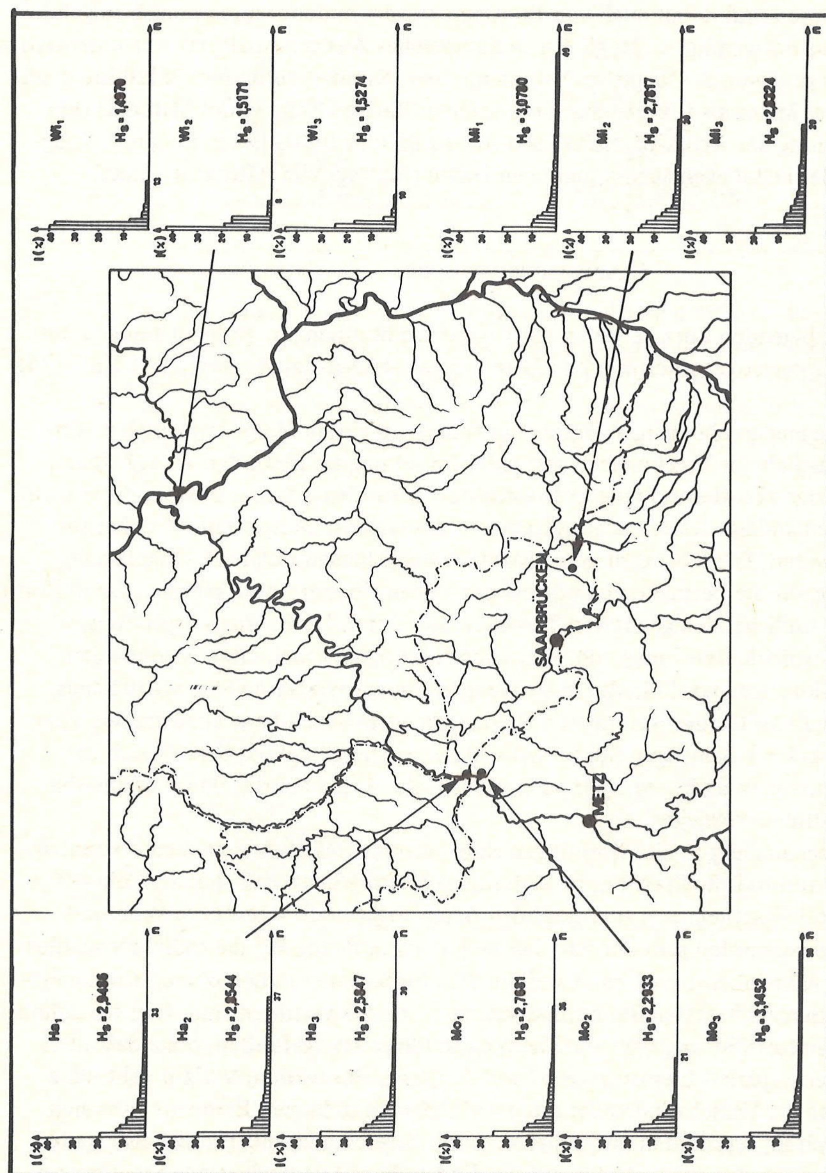


Abb. 4: Dominanzstruktur und Diversitätswert epigäischer Coleopteren (nur Barber-Fallen-Ergebnisse) von jeweils drei Standorten in vier xerothermen Gebieten des Saar-Mosel-Raumes (Ha = Hammelsberg bei Perl/Mosel, Mo = Koppenachberg bei Montenach/Nordlothringen, Wi = brachliegende Weinbergterrasen an einem Moselsteilhang bei Winningen, Mi = Schenkelsberg bei Mimbach/SO-Saarland).

zu stark werden, um ihnen auf die Dauer Widerstand leisten zu können. Die darauffolgenden Stadien werden dann sehr schnell durchlaufen, um möglichst bald wieder in einen stabileren Zustand zu gelangen, der die zukünftige Entwicklung - nämlich den Klimaxzustand "thermophile Waldgesellschaft" der rezenten Mesobrometen - schon einprogrammiert hat.

Zwischen dem Hammelsberg an der Mosel und dem Schenkelsberg im südöstlichen Saarland bestehen große Ähnlichkeiten. Im Gegensatz zu jenem ist aber hier auf dem relativ xermothermsten Standort die Äquität sehr hoch, was darin begründet liegt, daß hier keine Art entsprechend der nur im Moseltal vorkommenden Tenebrionide *Asida sabulosa* in den oberen Dominanzklassen vorkommt, deren Individuenabundanz sich bei anlaufender Sukzession verringern müßte. Dies zeigt also, daß im klimatisch begünstigteren Moseltal die Entwicklung der mesophileren Standorte zu thermophilen Waldgesellschaften nicht unbedingt langsamer erfolgen muß als im Muschelkalkgebiet des südöstlichen Saarlandes.

Zusammenfassend läßt sich erkennen, daß der Diversitätsindex nicht unbedingt die Annäherung an einen Klimaxzustand in kontinuierlicher Weise angibt. Weder die Maßzahl für die Arten-Diversität noch für die Verbreitungstypen-Diversität (die als Ersatz für die Ökotypen-Diversität gewählt wurde) kann für sich allein betrachtet ein Sukzessionsstadium erkennen lassen. Deren Kombination in Verbindung mit der Analyse der Indikatorenorganismen erlaubt erst, eine solche Sukzessionsfolge aufzustellen. Bei einem Fehlen von Indikatorarten versagt diese Methode völlig, wie am Beispiel Winningen gezeigt werden konnte. Hier war jedoch über die Diversitätsberechnungen und die Analyse der ökologischen Valenz der Arten eine Definition des rezenten Stadiums möglich. Dabei zeigte sich, daß unnatürliche, also anthropogene Belastung sich viel stärker in den Diversitätsindices niederschlugen als andere, natürliche Faktoren.

b) Auf 16 Langzeituntersuchungsflächen im Verdichtungsraum von Saarbrücken wurden mit der Barberfallenmethode Bodenarthropoden erfaßt, von denen die Carabidenarten zur näheren Charakterisierung der Standorte herangezogen wurden (KLOMANN 1974). Die feucht-kühlen Waldstandorte und die trocken-warmen offenen Flächen wurden dabei getrennt betrachtet. Erst bei Bildung der flächenspezifischen Diversitätswerte ergab sich eine direkte Beziehung zwischen Carabidenpopulationen und Standortbelastung (vgl. Abb. 5). Es zeigte sich, daß die höchsten Diversitätswerte bei den relativ unbelasteten, stadtfernen Flächen zu verzeichnen waren. Die stadtnächsten (bzw. emittendennächsten) Standorte hatten aufgrund der hohen Immissionsbelastung die geringsten Werte. Selbstverständlich wurden auch bei diesen Untersuchungen der unterschiedliche Untergrund, die Vegetation sowie mehrere abiotische Faktoren in die Überlegungen mit einbezogen. Dabei zeigte sich, daß nicht ausschließlich Immissionen einen niedrigen Diversitätswert bedingen - wenn auch die generelle Tendenz in diese Richtung geht - sondern daß andere anthropogene Eingriffe in das System, wie das Abbrennen von Wiesenstandorten und unnatürliche Aufforstung entscheidend zur Diversitätsverminderung beitragen.

c) Die in den oben am Beispiel terrestrischer Biozönosen dargestellten Indikatoreigenschaften von Diversitätsanalysen gelten in gleicher Weise für limnische Systeme.

Während in stehenden Oberflächengewässern den terrestrischen Verhältnissen vergleichbare statische Bedingungen vorherrschen, erfordert in Fließgewässern die Dynamik des Fließvorgangs methodische Modifikationen zur Darstellung der Strukturdiversität von Biozönosen oder einzelnen Tier- und Pflanzenpopulationen.

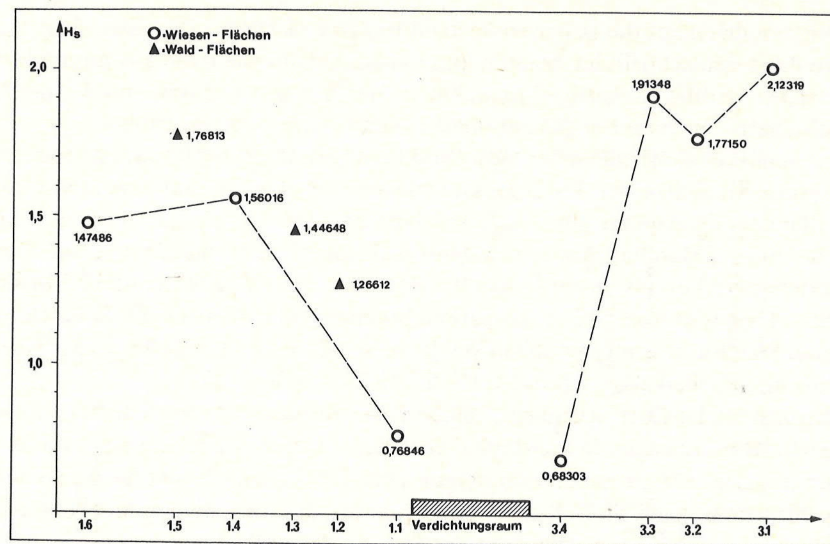


Abb. 5: Diversitätswerte von 10 Carabidengemeinschaften (Barber-Fallen-Ergebnisse) in der Umgebung des Verdichtungsraumes von Saarbrücken (nach KLOMANN 1974, aus MÜLLER et al. 1975).

Das gilt vor allem für die Beurteilung von Gewässerbelastungen mit Hilfe von Diversitätsanalysen, um den Einfluß von Belastungsfaktoren von denen anderer, z.B. hydrographischer Gegebenheiten, durch geeignete methodische Schritte zu trennen.

Um die in Abschnitt 3 allgemein formulierten Voraussetzungen zur Durchführung von Diversitätsberechnungen zu erfüllen, müssen sowohl an die Substratbeschaffenheit als auch an die verwendete Sammelmethode bestimmte Anforderungen gestellt werden. Sind diese Bedingungen nicht einzuhalten, so ist eine eindeutige Bewertung von Belastungssituationen durch Strukturanalysen von Benthosbiozönosen nicht möglich.

Am Beispiel der Molluskenfauna der mittleren Saar sollen hier methodische Probleme bei der Verwendung von Diversitätsanalysen als ökologische Belastungskriterien dargestellt werden. Die hier aufgeführten Untersuchungen stellen einen Teilaspekt der Bearbeitung der Molluskenfauna der Saar dar (SCHÄFER 1974, 1975, 1976a, 1976c, SCHÄFER & MÜLLER 1976).

Die methodischen Voraussetzungen, die für die Bearbeitung der Molluskenfauna genannt werden, gelten im Prinzip auch für andere Benthospopulationen, müssen aber im einzelnen auf die spezifischen Besonderheiten der bearbeiteten Tier- oder Pflanzengruppe abgestimmt werden (MACAN 1959, MAUCH 1963, ANT 1967a).

Die oben aufgeführten Voraussetzungen zur Durchführung von Diversitätsberechnungen (vgl. Abschnitt 3) erfordern, bezogen auf Fließgewässer, folgende Bedingungen:
- Erfassung absoluter Individuenzahlen pro Flächeneinheit
- vergleichbares Substrat (homogene Uferbeschaffenheit)
- geringe laminare Strömung (möglichst geringe Verdriftung)
- zeitweilige Absenkung des Wasserspiegels (Freilegung ausreichend großer Uferabschnitte zur Durchführung quantitativer Besammlungen).

Diese Voraussetzungen sind im Bereich der mittleren Saar in idealer Weise gegeben. Durch den Teilausbau sind zwischen Saargemünd und Ensdorf, also im Hauptbelastungsabschnitt (vgl. Abb. 6), ähnliche Ufersubstrate in Form von Steinschüttungen oder lockerer Uferpflasterung gegeben. Die kurzen, mit Stahlplanken befestigten Uferabschnitte (Untersuchungsflächen Nr. 16, 19) fallen von vornherein für Diversitätsuntersuchungen aus, da sich hier nur eine Art, *Dreissena polymorpha* (PALLAS), halten kann (SCHÄFER 1976b). Die langsame Strömung (durchschnittlich 0,1 - 0,2 m/sec) im Stauabschnitt schließt darüber hinaus eine Verdriftung nahezu aus.

Ein Problem stellt die Auswahl einer geeigneten Sammelmethode dar. In natürlichen Gewässern ist wegen der mosaikartigen Verteilung der Substrate (ANT 1967a) eine Erfassung absoluter Individuenzahlen pro Flächeneinheit nicht immer möglich. Man verwendet Schätzmethoden verschiedenster Art, um eine quantitative Erfassung der Biozönosen mit Hilfe von Abundanzklassen zu ermöglichen (KNÖPP 1955, SRAMEK-HUSEK 1956, TÜMPLING 1960, ELSTER 1966, ANT 1967b, 1972, SCHÄFER 1975). Dabei werden die Häufigkeiten der Arten für die unterschiedlichen Substrattypen getrennt aufgeführt. Diese Methode verbessert die Vergleichbarkeit der Besammlungen hydrographisch unterschiedlich strukturierter Fundorte. Eine Übersicht über Substrattypen in einem Fließgewässer gibt ANT (1967b) in seiner Bearbeitung der Lippe.

Als Grundlage für Diversitätsberechnungen sind derartige Besammlungen nicht ausreichend. Geeignet ist nur die "Bottom Sampling"-Methode (MACAN 1958), bei der ein Uferabschnitt oder ein Bachquerschnitt vollständig abgesammelt wird. Für diese Art der Besammlung ist der Stauabschnitt ebenfalls ausgezeichnet geeignet, da in einem Abstand von 5 Jahren die Wehre gelegt werden und der Wasserspiegel um (durchschnittlich) 1,5 m gesenkt wird. Sowohl die bodenbewohnenden als auch die auf den Wasserpflanzen lebenden Arten werden von dem schnell sinkenden Wasser überrascht und sterben auf dem Substrat ab. Die auf dem trocken gefallenen Ufer liegenden Schalen stellen somit die Projektion der in der Wassersäule über dem besammelten Uferabschnitt lebenden Molluskenpopulationen dar; denn die homogene Struktur des Substrates bewirkt eine gleichmäßige Verteilung des Schalenmaterials auf dem Ufer. Lokale Anhäufungen von Schalen (Gespülse, Geniste etc.), die die Abundanzverhältnisse verfälschen könnten, sind kaum vorhanden. Außerdem ist der trocken gefallene Uferabschnitt ausreichend groß, um pro Untersuchungsstelle eine genügend große Anzahl repräsentativer Besammlungsflächen abzugrenzen. In der Regel wurden drei Flächen von 1 m^2 pro Untersuchungsstelle besammelt. Damit war eine exakte quantitative Erfassung der Molluskengesellschaften gewährleistet.

Neben den hydrographischen Bedingungen ist der Zeitraum der Entwicklung einer Lebensgemeinschaft entscheidend für den Aufbau ihrer Struktur (vgl. NAGEL 1975, 1976b). Zeitliche Differenzen können in dem betrachteten Saarabschnitt ebenfalls ausgeschlossen werden, da nach dem Wiederaufstau alle im Stauabschnitt lebenden Biozönosen den gleichen Zeitraum zu ihrer Regeneration zur Verfügung haben.

Unter diesen Voraussetzungen können Strukturunterschiede von Molluskenpopulationen innerhalb des Ballungsraumes Saarbrücken - Völklingen (unterhalb der Rosselmündung fehlen Mollusken) als Indikatoren für die Belastungssituation gewertet werden.

Zur Berechnung der Diversität wurde die Formel nach SHANNON und WIENER verwendet (SHANNON 1948, WIENER 1948, PIELOU 1969, 1975, SCHÄFER 1975, NAGEL 1976c).

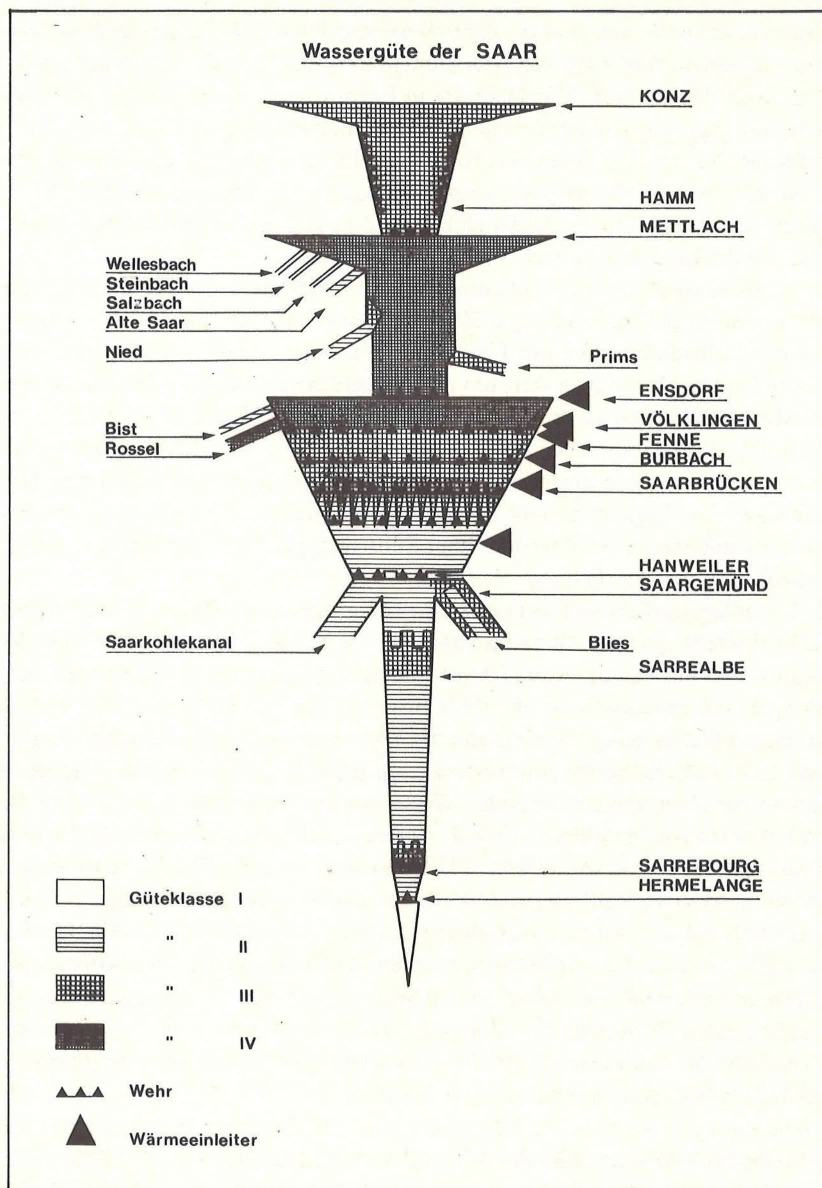


Abb. 6: Wassergüte der Saar
Die Karte der Gewässergüte wurde nach den Kriterien der "Münchner Methode" von LIEBMANN (vgl. LIEBMANN 1962) erstellt. Die Angabe der Wassergüte beruht auf chemisch-physikalischen, biochemischen, mikrobiologischen und makrobiologischen Parametern. In die Bewertung wurden zusätzlich die Ergebnisse der Diversitätsuntersuchungen und der Expositionstests aufgenommen. Hieraus ergab sich die Signatur für den fließenden Übergang zwischen der Güteklasse II und III im Bereich von Saarbrükken und die Differenzierung zwischen dem Benthal mit Güte IV und dem wegen des besseren Sauerstoffhaushalts nach Güte III eingestuften Pelagial im Bereich der unteren Saar (Zackensignatur). Die unterschiedliche Breite der Flußdarstellung soll (qualitativ) den Wechsel von Staustrecken mit großem Wasserkörper und den ungestauten Abschnitten mit kleinem Wasserkörper sichtbar machen.

Tabelle der Diversitätswerte und Artenzahlen der Untersuchungsflächen zwischen Saarbrücken und Völklingen (vgl. Abb. 7):

Untersuchungsfläche (Nr.)		Artenzahl	Indiv. pro m^2	H_s-Wert (gerundet)
Saarbrücken -	St. Arnual	(14) 15	279	1,866
"	Undine	(15) 10	127	1,693
"	Bismarckbrücke	(17) 12	140	1,964
"	Amtsgericht	(18) 12	184	1,500
"	Wilhelm-Heinrich-Brücke	(20) 9	85	1,540
"	Luisenbrücke	(21) 7	78	1,825
"	Schleuse	(22) 6	70	1,547
"	Haus der Gesundheit	(23) 6	167	1,474
"	Messegelände	(24) 5	100	1,316
"	Burbacher Hütte	(25) 4	32	1,117
"	Kanuclub Burbach	(26) 5	84	1,288
Völklingen -	Luisenthal	(27) 5	93	0,885
"	Schleuse	(28) 2	15	0,500

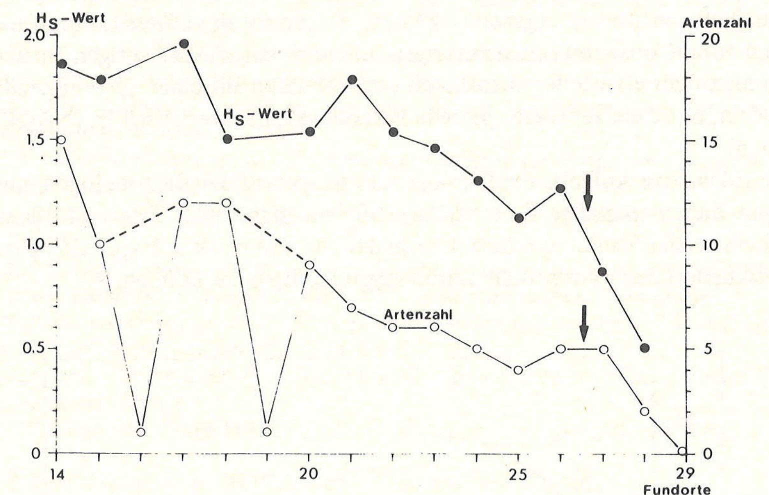


Abb. 7: Struktur von Molluskengesellschaften in der mittleren Saar
Die Graphik zeigt den gleichsinnigen Verlauf von Artenzahl und Diversitätswerten von Molluskengesellschaften in der mittleren Saar. Die Werte der Stellen 16, 19 und 25 fallen für eine Bewertung der Wasserqualität aus, da hier die Uferbefestigung mit Stahlplanken (16 und 19) bzw. mit gemauertem Uferdeckwerk (25) für die Struktur der Populationen entscheidend ist. Die Stelle 14 liegt am Anfang des Ballungsraumes an der mittleren Saar, Stelle 29 ist die Einmündung der Rossel.

Die Graphik (Abb. 7) zeigt die Ähnlichkeit des Verlaufs beider Kurven, die aufgrund der Reaktionsformen von Lebensgemeinschaften zu erwarten ist. Die Bedeutung der Diversitätsanalysen als "Feinabstimmung" wird im Bereich Burbach - Luisenthal sichtbar. Obwohl die Artenzahl gleich bleibt, sinkt die Diversität der Molluskengesellschaften und zeigt dadurch die zunehmende Belastung in diesem Abschnitt an (Pfeil). Das Ergebnis der biologischen Beurteilung deckt sich mit den chemisch-physikalischen Messungen. Diese Übereinstimmung unterstreicht die Bedeutung quantitativer Erfassungsmethoden für eine Bewertung von Belastungssituationen in Oberflächengewässern (MÜLLER & SCHÄFER 1976). Eine Synthese von chemisch-physikalischen Messungen und biologischen Beurteilungsmethoden ergibt ein Gesamtbild von der ökologischen Situation eines Gewässers.

5. Ausblick

Auch bei Auswertung der zahlreichen angelsächsischen Literatur über Diversitätsuntersuchungen bei den unterschiedlichsten Tier- und Pflanzengruppen scheint sich eine eindeutige Korrelation zwischen hoher anthropogener Belastung und geringer Diversität abzuzeichnen. Die Untersuchungen zeigen jedoch auch sehr deutlich, daß die Verhältnisse in relativ ungestörten Biotopen weit komplizierter sind. Wie schon des öfteren betont wurde, besteht nicht unbedingt von vornherein eine direkte Beziehung zwischen dem Reifen eines Ökosystems und einer Zunahme der Diversität. Wie auch Untersuchungen in saarländischen Naturwaldzellen ergaben (REIS 1975), scheint die Diversität im Verlauf einer Sukzession zum Klimaxzustand anzusteigen, um nach einem kurzzeitigen Überschwappen um einen Maximalwert wieder abzusinken und sich dann auf einen systemspezifischen Wert einzupendeln, der dann für diese spezielle Biozönose charakteristisch ist (NAGEL 1976a) (vgl. Abb. 8).

Die zukünftige Aufgabe der Ökologen, bzw. speziell der Biozönologen, muß nun darin liegen, diesen speziellen Diversitätswert für möglichst viele Tier- und Pflanzengruppen möglichst vieler Strata zu ermitteln, um der zur Zeit stark in Expansion begriffenen Theoriediskussion mehr empirische Daten zugrunde legen zu können.

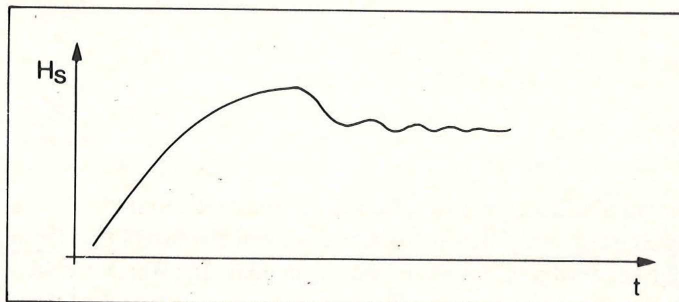


Abb. 8: Vermutlicher Verlauf der Strukturdiversität von den Anfängen einer Sukzession bis zum Klimaxstadium.

Literatur

ANT, H. (1967a): Korrelierte Artengruppen und Mosaikkomplexe im Bereich des Fließwasserbenthos. Schriftenr. Vegetationskde. 2: 193-204.
ANT, H. (1967b): Die aquatische Uferfauna der Lippe. Abh. Landesmus. Naturkde. 29: 1-24.
ANT, H. (1972): Hinweise für hydrobiologische Untersuchungen. Hamm.
ASHBY, W.R. (1956): An introduction to cybernetics. London.
BARNES, R.D. (1953): The ecological distribution of spiders in nonforest maritime communities at Beaufort, North Carolina. Ecol. monogr. 23: 315-337.
BLONDEL, J., C. FERRY & B. FROCHOT (1973): Avifaune et végétation. Essai d'analyse de la diversité. Alauda 41: 63-84.
BOSSE, I. (1967): Wiederbelebung biologisch verarmter Weinbergsböden, dargestellt am Beispiel des Regenwurmbesatzes. In: GRAFF, O. & SATCHELL, J.E. (Hrsg.): Progress in Soil Biology. Braunschweig. S. 299-309.
DUNGER, W. (1968): Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohlentagebaues. Abh.Ber.Naturkundemus. Görlitz 43(2): 1-256.
ELLENBERG, H. (1973): Ökosystemforschung. Berlin, Heidelberg, New York.
ELSTER, H.J. (1966): Über die limnologischen Grundlagen der biologischen Gewässerbeurteilung in Mitteleuropa. Verh.int.Ver.Limnol. 16: 759-785.
FRANZ, H. (1936): Die thermophilen Elemente der mitteleuropäischen Fauna und ihre Beeinflussung durch die Klimaschwankungen der Quartärzeit. Zoogeographica 3: 159-320.
FRANZ, H. (1950): Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege. Berlin.
FRIEDERICHS, K. (1927): Die Bedeutung der Biocönosen für den Pflanzenschutz gegen Tiere. Zt.angew.Entom. 12: 385-411.
GHILAROV, M.S. (1961): Einige Probleme der zeitgenössischen Biozönologie und ihre Lösung bei agrarentomologischen Studien. Beitr. Entom. 11: 241-255.
HAIRSTON, N.G. et al. (1968): The relationship between species diversity and stability: an experimental approach with Protozoa and Bacteria. Ecology 49: 1091-1101.
HILL, A.R. (1972): Ecosystem stability and man: a research focus in biogeography. Int. Geogr. 1972 (22nd Int.Geogr.Congr.Montreal) 1: 255-257.
HUHTA, V. (1971): Succession in the spider communities of the forest floor after clear-cutting and prescribed burning. Ann.Zool.Fenn. 8: 483-542.
JANETSCHEK, H. (1949): Tierische Successionen auf hochalpinem Neuland. Ber.naturw.-mediz.Ver. Innsbruck 48/49: 1-215.
KLOMANN, U. (1974): Bodenarthropoden unter Immissionsbelastung (unter besonderer Berücksichtigung der Familie Carabidae, Coleoptera). Unveröff. Staatsexamensarbeit, Saarbrücken.
KNÖPP, H. (1955): Grundsätzliches zur Frage biologischer Vorfluteruntersuchungen. Erläutert an einem Gütelängsschnitt des Mains. Wasserwirtschaft 45: 9-15.
LEIGH, E.G. (1965): On the relation between the productivity, biomass, diversity, and stability of a community. Proc.Nat.Acad.Sci. 53: 777-783.
MACAN, T.T. (1958): Methods of sampling the bottom fauna in stony streams. Mitt.int.Ver.Limnol. 8: 1-21.
MARGALEF, R. (1958): Information theory in ecology. Gen.Systems 3: 37-71.
MARGALEF, R. (1963): On certain unifying principles in ecology. Am Naturalist 97: 357-382.
MARGALEF, R. (1975): Perspectives in ecological theory. Chicago.
MAUCH, E. (1963): Untersuchungen über das Benthos der deutschen Mosel unter besonderer Berücksichtigung der Wassergüte. Mitt.Zool.Mus.Berlin 39: 1-172.
MAURER, R. (1974): Die Vielfalt der Käfer-und Spinnenfauna des Wiesenbodens im Einflußbereich von Verkehrsimmissionen. Oecologia 14: 327-351.
MONK, C.D. (1967): Tree species diversity in the eastern decidous forest with particular reference to north-central Florida. Am. Naturalist 101: 173-187.
MÜLLER, G. (1968): Faunistisch-ökologische Untersuchungen der Coleopterenfauna der küstennahen Kulturlandschaft bei Greifswald. Teil 1: Die Carabidenfauna benachbarter Acker- und Weideflächen mit dazwischenliegendem Feldrain. Pedobiologia 8: 313-339.

MÜLLER, P., U. KLOMANN, P. NAGEL, H. REIS & A. SCHÄFER (1975): Indikatorwert unterschiedlicher biotischer Diversität im Verdichtungsraum von Saarbrücken. Verh.Ges.Ökologie, Erlangen 1974: 113-128.
MÜLLER, P. & A. SCHÄFER (1976): Diversitätsuntersuchungen und Expositionstests in der mittleren Saar. Forum Umwelt Hygiene (27) 2: 43-46.
NAGEL, P. (1975): Studien zur Ökologie und Chorologie der Coleopteren (Insecta) xerothermer Standorte des Saar-Mosel-Raumes. Diss. Saarbrücken.
NAGEL, P. (1976a): Biocenoses as information pools for the quality of geosystems. Int.Geogr.'76 (23[d] Int.Geogr.Congr.Moscow) 4: 32-36.
NAGEL, P. (1976b): Methoden zum Erkennen zukünftiger Zoozönosenentwicklungen, dargestellt an Coleopteren (Insecta) trockenwarmer Standorte. Schriftenr.Vegetationskde. 10: 375-379.
NAGEL, P. (1976c): Die Darstellung der Diversität von Biozönosen. Schriftenr.Vegetationskde 10: 381-391.
NAGEL, P. (1977): Käfergesellschaften als objektivierbare Informationsträger. Verh.6.Int.Symp.Entomofaunistik Lunz 1975: 233-241.
NEUMANN, U. (1971): Die Sukzession der Bodenfauna (Carabidae, Diplopoda u. Isopoda) in den forstlich rekultivierten Gebieten des Rheinischen Braunkohlenreviers. Pedobiologia 11: 193-226.
PATTEN, B.C. (1962): Species diversity in net phytoplankton of Raritan Bay. J. Marine Research 20: 57-75.
PIANKA, E.R. (1966): Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. Am. Naturalist 100: 33-46.
PIELOU, E.C. (1966): Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. J.theor.Biol. 10: 370-383.
PIELOU, E.C. (1969): An introduction to mathematical ecology. New York, London.
PIELOU, E.C. (1975): Ecological diversity. New York, London.
PSCHORN-WALCHER, H. (1952): Vergleich der Bodenfauna in Mischwäldern und Fichtenmonokulturen der Nordostalpen. Mitt. forstl. Bundes-Versuchs-Anst. Mariabrunn 48: 44-111.
REINERS, W.A., I.A. WORLEY & D.B. LAWRENCE (1971): Plant diversity in a chronosequence at Glacier Bay, Alaska. Ecology 52: 55-69.
REIS, H. (1975): Populationsmessungen an bodennahen Arthropoden in saarländischen Naturwaldzellen unter besonderer Berücksichtigung der Carabidae (Coleoptera). Abh.Arbeitsgem.tier-u. pflanzengeogr. Heimatforsch.Saarland 5: 22-48.
RICOU, G. (1967): Etude biocoenotique d'un milieu naturel, la prairie permanente pâturée. Ann.Epiphyties 18 (No. Hors-sér. 1): 1-148.
RONDE, G. (1957): Studien zur Waldbodenkleinfauna. Forstwiss.Centralblatt 76: 95-126.
SCHÄFER, A. (1974): Die Bedeutung der Saarbelastung für die Arealdynamik von Molluskenpopulationen. Verh.Ges.Ökol.Saarbrücken 1973: 127-130.
SCHÄFER, A. (1975): Die Bedeutung der Saarbelastung für die Arealdynamik und Struktur von Molluskenpopulationen. Diss. Saarbrücken.
SCHÄFER, A. (1976a): Animal exposure tests and diversity control in a polluted running water. Int. Geogr.'76 (23[d] Int.Geogr.Congr.Moscow) 4: 49-52.
SCHÄFER, A. (1976b): Zur Frage der Einwanderung von *Potamopyrgus jenkinsi* (SMITH 1889), *Physa acuta* DRAPARNAUD 1805 and *Dreissena polymorpha* (PALLAS 1771) in die Saar. Faun.-flor. Notizen Saarland 8(1): 9-13.
SCHÄFER, A. (1976c): Diversitätsanalysen von Molluskenpopulationen und Expositionstests als Kriterien für die Darstellung ökologischer Probleme der Saarkanalisierung. Faun.-flor.Notizen Saarland 8(3-4): 1-16.
SCHÄFER, A. & P. MÜLLER (1976): Auswirkungen der Saarbelastung auf die Speziesdiversität von Benthosbiozönosen und die Verweildauer exponierter Organismen. Verh.Ges.Ökol.Wien 1975: 277-290.
SHANNON, C.E. (1948): A mathematical theory of communication. Bell Syst.Techn.J. 27: 379-423, 623-656.
SRAMEK-HUSEK, R. (1956): Zur biologischen Charakteristik der höheren Saprobitätsstufen. Arch. Hydrobiol. 51: 376-390.

STUGREN, B. (1974): Grundlagen der allgemeinen Ökologie. Jena.
THIENEMANN, A. (1918): Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturw. Wochenschr. N.F. 17: 281-290, 297-303.
THIENEMANN, A. (1920): Die Grundlagen der Biocoenotik und Monards faunistische Prinzipien. Festschr. F. Zschokke 4: 1-14.
TÜMPLING, W. von (1966): Über den Zusammenhang zwischen Saprobiezustand und Faktoren des Sauerstoffhaushaltes in Fließgewässern. Verh.int.Ver.Limnol. 16: 860-870.
WHITESIDE, M.C. & R.V. HARMSWORTH (1967): Species diversity in Chydorid (Cladocera) communities. Ecology 48: 664-667.
WHITTAKER, R.H. (1953): A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern. Ecol. Monogr. 23: 41-78.
WIENER, N. (1948): Cybernetics. New York.
WILHM, J.L. & T.C. DORRIS (1968): Biological parameters for water quality criteria. Bio Science 18: 477-481.

Zum Druck angenommen im September 1976

Anschrift der Autoren:

Dr. Peter Nagel und Dr. Alois Schäfer
Universität des Saarlandes
Geographisches Institut
Abteilung für Biogeographie
D - 6600 Saarbrücken
BR Deutschland